УДК 599.4:591.473

М. Ф. Ковтун

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ГОЛЕНИ И СТОПЫ ПОДКОВОНОСОВ (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)

## МЫШЦЫ ОБЛАСТИ ГОЛЕНИ *

### Группа экстензоров (рис. 1)

M. extensor digitorum longus начинается сухожилием на дистальном конце латерального надмыщелка бедра и вскоре переходит в уплощенное брюшко, составляющее 1/3 общей длины мускула. Брюшко одноперистое и расположено на передне-латеральной поверхности проксимальной половины большеберцовой кости. Дистальное сухожилие мускула постепенно переходит на переднюю поверхность голени, а затем — на дорсальную поверхность стопы, где расширяется и делится на 5 сухожилков, каждый из которых заканчивается на дорсальной поверхности оснований когтевых фаланг 1—5-го пальцев. На уровне голеностопного сустава сухожилие укрепляется поперечной связкой, гомологичной ligamentum cruciatum cruris некоторых приматов. Строение, топография и относительное развитие мускула сходны у всех подковоносов, вес его составляет 1,5—1,9% от G. Он разгибает когтевые фаланги 1—5-го пальцев, пальцы в целом и может сгибать стопу в голеностопном суставе.

M. extensor hallucis longus начинается на латеральной поверхности проксимальной половины большеберцовой кости и частью мышечных волокон на малоберцовой кости в пределах ее средней трети, а также — от m. peroneus longus. На уровне примерно середины голени мышца переходит в сухожилие, которое постепенно выходит с латеральной стороны большеберцовой кости на переднюю. Рядом с сухожилием m. extensor digitorum longus под упоминавшейся выше поперечной связкой сухожилие этого мускула выходит на дорсальную поверхность стопы, а затем направляется к медиальному краю стопы и заканчивается на медиальной поверхности дистальной половины $Mt_1$.

Место прикрепления дистального сухожилия у исследуемых подковоносов не постоянно и варьирует по длине $Mt_1$ от его основания до дистального конца. Почти на всем протяжении (кроме дистальной четверти) мускул закрыт длинным разгибателем пальцев. Он развит примерно одинаково у всех подковоносов, вес его составляет 0,85—1,0% от G. Прикрепление мускула на медиальной стороне $Mt_1$ делает его скорее аддуктором, чем разгибателем большого пальца. У подковоносов этот мускул развит относительно слабее, чем у некоторых летучих мышей (*Vespertilionidae*), *что, очевидно, связано с плохой приспособленностью* подковоносов к наземной локомоции.

### Группа m. m. peroneus

M. peroneus longus начинается на латеральном мыщелке большеберцовой кости и на всем протяжении проксимальной трети ее латеральной поверхности. В пределах средней трети голени брюшко переходит

* Статья является продолжением сообщения, опубликованного в «Вестнике зоологии», 1977, № 6.

в сухожилие, которое идет вдоль границы между латеральной и передней поверхностями большеберцовой кости, выходит на дорсальную, а затем на латеральную поверхность стопы и вдоль латерального края calcaneus идет дистально. Между дистальным концом calcaneus и основанием $Mt_3$ выходит на плантарную поверхность стопы, где сухожилие раздваивается и заканчивается на плантарной поверхности оснований

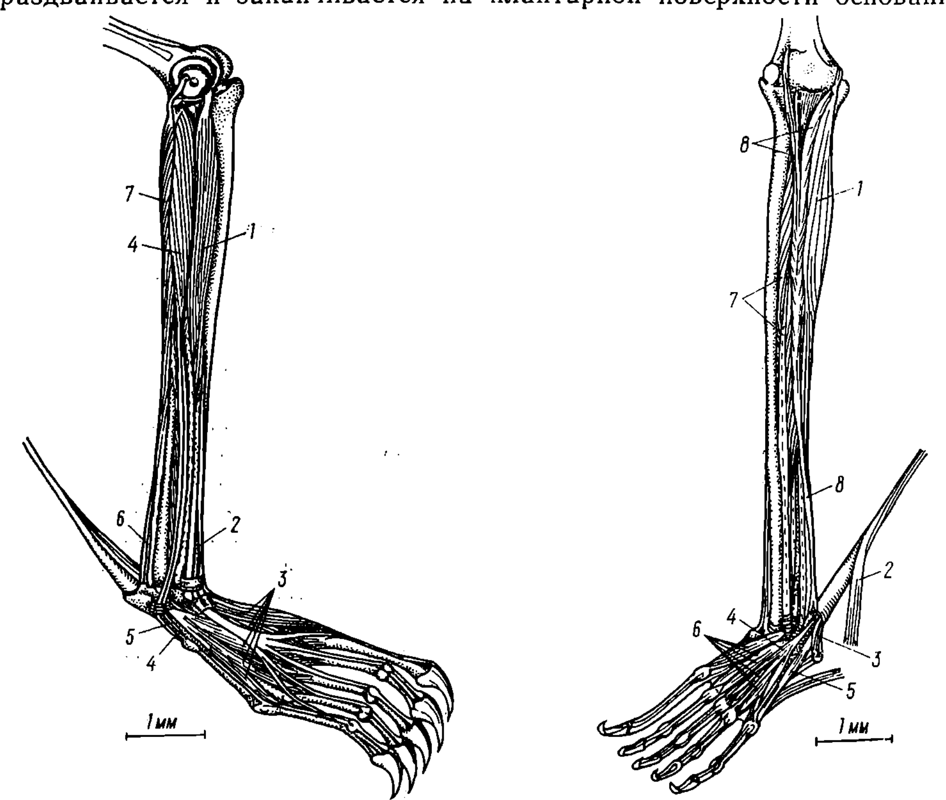



Рис. 1. Мышцы голени и стопы (дорсальная поверхность):

1 — m. extensor digitorum longus; 2 — m. extensor hallucis longus; 3 — m. extensor digitorum brevis; 4 — m. peronaeus longus; 5 — m. peroneus brevis; 6 — m. gastrocnemius; 7 — m. flexor digitorum longus.

Рис. 2. Мышцы голени и стопы (плантарная поверхность):

1 — m. flexor digitorum longus; 2 — m. depressor ossis stiloformis; 3 — m. abductor ossis metatarsi quinti; 4 — m. flexor digitorum brevis; 5 — m. abductor digiti quinti; 6 — mm. lumbricales; 7 — m. plantaris; 8 — m. gastrocnemius.

$Mt_4$ (или $Mt_3$) и $Mt_2$. Мускул развит слабо, наибольший относительный вес его у малого подковоноса — 1,1% от G, у остальных видов — примерно 0,6—0,7% от G. Мускул супинирует стопу и тянет латеральный край ее дорсально.

M. peroneus brevis начинается на протяжении дистальных 2/3 переднелатеральной поверхности малоберцовой кости и частью мышечных волокон от m. extensor hallucis longus, заканчивается на наружной поверхности проксимальной половины $Mt_5$. Мускул закрыт предыдущим, а их дистальные сухожилия идут вплотную, прилегая одно к другому. На латеральной поверхности пяточной кости оба сухожилия укрепляются связкой, гомологичной retinaculum m. m. peronaeorum inferior некоторых приматов. Этот мускул развит несколько слабее, чем m. peroneus longus, вес его составляет около 1% от G у малого подковоноса и при-

мерно 0,6% у остальных видов. Мускул участвует в сгибании стопы в голеностопном суставе и тянет дорсально латеральный край стопы.

### Мускулы, разгибающие голеностопный сустав (рис. 2)

M. gastrocnemius состоит из медиальной и латеральной головок. Первая из них начинается на границе медиальной и плантарной поверхностей бедренной кости, непосредственно проксимальнее ее медиального надмыщелка, отдельные мышечные волокна берут начало на капсуле коленного сустава и вливаются в брюшко медиальной головки. Латеральная головка начинается от сухожилия m. flexor digitorum longus тонким сухожилием и связывается им с латеральным надмыщелком бедра. Примерно через 5—6 мм от начала брюшки обеих головок сливаются, а несколько дистальнее середины голени мышца переходит в уплощенное сухожилие, которое заканчивается на проксимальном конце os calcaneus и на основании шпоры.

Из всех мышц области голени этот мускул расположен наиболее плантарно. Развит слабо, вес его составляет 1,4—1,6% от G у подковоносов Мегели и малого, и 1,0—1,2% от G у остальных. Мускул является довольно эффективным разгибателем стопы в голеностопном суставе и при этом одновременно супинирует стопу.

M. tibialis posterior начинается мышечно вдоль плантарной поверхности средних 2/4 малоберцовой кости и каудальной поверхности большеберцовой кости в пределах ее средней трети. У дистального конца голени мышца переходит в сухожилие, которое, выйдя на плантарную поверхность стопы, идет дистально и заканчивается на дистальном конце os talus et os naviculare (против основания). Мускул полностью закрыт m. plantaris. Его начало может смещаться несколько дистальнее (у подковоносов Блазиуса и бухарского). Мускул двуперистый, вес его составляет 0,8—1,0% от G. Он разгибает стопу в голеностопном суставе, выравнивая длинниковые оси стопы и голени.

### Длинные сгибатели пальцев (рис. 1—2)

M. plantaris начинается на проксимальной половине плантарной поверхности большеберцовой кости, отдельные мышечные волокна начинаются от капсулы коленного сустава. На уровне дистальной трети голени мышца переходит в мощное сухожилие, которое идет по плантарной поверхности большеберцовой кости и на уровне медиальной лодыжки заключается в сухожильное влагалище (Vagina tendinum m. plantaris), следуя в нем до дистального конца talus. Сухожилие свободно двигается во влагалище и вместе с тем укрепляется им на дистальном конце голени и плантарной поверхности стопы. Выйдя из влагалища, сухожилие m. plantaris расширяется и делится на четыре сухожилия, которые, слившись с соответствующими сухожилиями m. flexor digitorum longus, заканчиваются на вентральных поверхностях оснований когтевых фаланг 1; 2; 3 и 5-го пальцев.

Строение мускула перистое, сухожильная пластинка пронизывает почти весь мускул. Он лежит на плантарной поверхности голени, непосредственно под m. gastrocnemius. Вес его составляет у подковоноса Мегели 3,1% от G, у других видов — 2,6—2,8%. Он сгибает когтевые фаланги и в меньшей мере — пальцы в целом.

M. flexor digitorum longus состоит из двух порций — феморальной и фибулярной. Первая начинается сухожилием на латеральном надмыщелке бедренной кости (точка фиксации ее сдвинута несколько прокси-

мальнее по отношению к центру надмыщелка и оси вращения в коленном суставе). Сухожилие огибает латеральный мыщелок большеберцовой кости (в этом месте в сухожилии имеется небольшая сесамовидная кость) и переходит в брюшко. Вторая порция мышцы начинается мышечно вдоль средних 2/4 медиально-задней поверхности малоберцовой кости. Короткие мышечные волокна фибулярной порции прикрепляются к сухожилию первой порции и придают мышце в целом перистое строение. На уровне дистальной четверти голени m. flexor digitorum longus переходит в мощное дистальное сухожилие, которое идет вдоль плантарной поверхности голени несколько латеральнее сухожилия m. plantaris.

В углублении между calcaneus и talus сухожилие выходит на плантарную поверхность стопы и сразу же входит в сухожильное влагалище (vagina tendinis m. flexoris digitorum pedis longi), которое начинается на уровне проксимального конца talus и далее идет по границе talus и calcaneus, доходя до середины os cuboideum. Сухожилие свободно двигается во влагалище и вместе с тем укрепляется им на плантарной поверхности стопы. Выйдя из влагалища, сухожилие длинного сгибателя пальцев расширяется и делится на пять сухожилий к 1—5-му пальцам (сухожилие 5-го пальца слабее других). На уровне средней трети метатарзалий эти сухожилия сливаются с соответствующими сухожилиями m. plantaris и заканчиваются на плантарных поверхностях оснований когтевых фаланг 1—5-го пальцев. Таким образом, к когтю 4-го пальца идет сухожилие лишь от m. flexor digitorum longus. Этот мускул несколько сильнее развит у подковоносов Мегели и южного, у них вес его составляет 3,3% от G, у других видов — 2,6—2,9% от G. Характерным для мускула является наличие большого количества сухожильных волокон; сухожильная пластинка пронизывает весь мускул, соединяя его проксимальное и дистальное сухожилия, а вес сухожильной части мускула составляет почти 1/3 общего веса мускула. Мускул сгибает когтевые фаланги и 1—5-й пальцы в целом. Ротирует стопу, поднимая ее латеральный край и опуская медиальный, тянет стопу латерально.

M. flexor digitorum longus et m. plantaris являются самыми сильными мускулами голени. То, что их дистальные сухожилия сливаются, образуя своеобразный комплексный сухожилок, свидетельствует об общности их основной функции и о том, что эта функция важна для локомоции тазовых конечностей.

Одной из важнейших функций тазовых конечностей является подвешивание подковоносов к субстрату с помощью когтей пальцев, передвижение в висячем положении с помощью когтей пальцев, передвижение по вертикальным и наклонным поверхностям. Мы полагаем, что именно эти особенности локомоции привели к столь значительным и характерным лишь для большинства рукокрылых перестройкам упомянутых мускулов.

Особый интерес в функциональном отношении представляет m. flexor digitorum longus, имеющий точки фиксации на бедре, малоберцовой кости и когтевых фалангах. Эти и другие, упоминавшиеся выше, различия в строении и топографии мускула играют важную роль в создании «механизма замыкания» когтей тазовых конечностей при длительном висении животных без значительной затраты мышечной энергии (особенно во время зимней спячки). В функционировании этого «механизма» ведущую роль играет феморальная порция m. flexor digitorum longus.

Захват субстрата осуществляется с участием всех мышц, сгибающих пальцы и когти, они же активны и при передвижении животных в висячем положении. При длительном же висении под тяжестью тела коленный сустав разгибается, и так как феморальная порция m. flexor

digitorum longus начинается на латеральном надмыщелке бедра эксцентрично (проксимальнее) по отношению к оси вращения в суставе, то по мере разгибания коленного сустава проксимальная точка фиксации этого мускула удаляется несколько от дистальной точки его фиксации. Поскольку проксимальное и дистальное сухожилия этого мускула соединяются сухожильной пластинкой, то легко представить, что разгибание коленного сустава приводит к натяжению сухожильной пластинки, а следовательно (учитывая, что сухожильные волокна плохо растяжимы), и к сгибанию когтей пальцев. Натяжение сухожилия усиливается еще и за счет сильно развитого латерального мыщелка большеберцовой кости, через который, как через своеобразный блок, перекидывается сухожилие феморальной порции m. flexor digitorum longus: при разгибании в коленном суставе проксимальная точка фиксации мускула движется кпереди, а латеральный мыщелок — кзади и такое взаимное смещение их приводит к дополнительному натяжению сухожилия.

Таким образом, когда животное подвешивается к субстрату и передвигается в таком положении в поисках наиболее удобного для отдыха места, работают многие мышцы, но по мере висения животного под тяжестью его тела коленный сустав разгибается, и сухожильная пластинка m. flexor digitorum longus натягивается. Последнее ведет к «замыканию» когтей в согнутом положении и позволяет высвободить из работы другие мышцы и удерживать тело в подвешенном состоянии со значительной экономией мышечной энергии. Описанный Шаффером механизм подвешивания летучих мышей (Schaffer, 1905) нам кажется справедливым лишь для большого пальца грудной конечности. Для тазовой конечности этот механизм является лишь одним из компонентов истинного механизма подвешивания рукокрылых.

## МЫШЦЫ СТОПЫ (рис. 1, 2)

### Дорсальная поверхность стопы

M. extensor digitorum brevis разделяется на латеральную, медиальную и среднюю порции. Латеральная начинается на дорсальной поверхности calcaneus и дает мускулы к 5-му и 4-му пальцам. Медиальная — на дорсальной поверхности talus (ближе к ее проксимальному концу) и дает мышцы либо только к 1-му пальцу, либо к 1-му и 2-му. Средняя порция начинается от первых двух, она короче их, и ее проксимальная треть закрыта ими. Средняя порция дает мускулы к 3-му и 2-му пальцам, либо только к 3-му. У дистальных концов метатарзальных костей брюшки всех мышц переходят в сухожилия. Сухожилия раздваиваются, идут по дорсальным поверхностям 1—5-го пальцев и заканчиваются на дорсальных поверхностях вторых фаланг (кроме 1-го пальца) и основаниях когтевых фаланг 1—5-го пальцев. 1-й палец получает еще одну слабую мышцу, отщепляющуюся от мышцы 2-го пальца, однако эта мышца не переходит в сухожилие и заканчивается у дистального конца $Mt_I$. Вес этих мускулов составляет 0,6—0,9% от G. Медиальная порция разгибает и отводит 1-й палец; латеральная разгибает и взаимно разводит 5-й и 4-й пальцы; средняя — 3-й и 2-й.

### Плантарная поверхность стопы

M. flexor digitorum brevis начинается мышечно-сухожильно на проксимальном конце calcaneus. Его брюшко вскоре распадается на три части, каждая из которых на уровне средины метатарзальных костей переходит в сухожилие. У дистальных концов метатарзалий каждое су-

хожилие раздваивается, охватывая собой сухожилия длинных сгибателей пальцев, и далее они идут по боковым поверхностям 3—5-го метатарзалий дистально и несколько дорсально. Заканчивается мускул шестью тонкими сухожилиями на сесамовидных косточках, расположенных по бокам метатарзо-фалангиальных суставов 3—5-го пальцев, и посредством сесамовидных косточек на основании первых фаланг 3—5-го пальцев. Мускул развит слабо, вес его составляет примерно 0,4% от G у подковоносов Мегели и малого и 0,2—0,3% от G у остальных видов. Он сгибает 3—5-й пальцы.

M. lumbricales (таких мускулов 7 — по два у 2—4-го пальцев и один — у 5-го пальца). Мускул 5-го пальца является постоянным лишь у бухарского подковоноса, у других — может отсутствовать. Начинаются они на расширенной части сухожилия m. plantaris и от пальцевых сухожилий этого мускула и m. flexor digitorum longus. Начало общее, но вскоре мышца делится на 6 брюшек, которые идут дистально, охватывают с двух сторон метатарзо-фалангиальные суставы 2—4-го пальцев и выходят на боковые поверхности оснований первых фаланг 2—4-го пальцев. Часть мышечных волокон мускула заканчивается на боковых поверхностях оснований первых фаланг 2—4-го пальцев, другая — переходит в тонкие сухожилия, которые постепенно выходят на дорсальные поверхности вторых фаланг 2—4-го пальцев и заканчиваются на их дистальных концах. Мускул 5-го пальца заканчивается на медиальной поверхности основания первой фаланги. Общий вес мускулов составляет 0,6—0,8% от G. Они могут одновременно сгибать первые фаланги и разгибать вторые фаланги 2—4 пальцев.

M. m. adductor hallucis et digiti secundi начинаются на плантарных поверхностях оснований $Mt_2$ и $Mt_3$ и от сухожильного шва между этими мускулами и m. adductor digiti quinti. Заканчиваются на медиальных поверхностях оснований первых фаланг 1—2-го пальцев.

M. adductor digiti quinti начинается от плантарных поверхностей оснований $Mt_3$ и $Mt_4$ и от шва между ним и предыдущими мускулами. Заканчивается на медиальной поверхности основания первой фаланги 5-го пальца.

Описанные аддукторы представляют собой тонкий мышечный слой, выстилающий плантарную поверхность стопы между m. m. interossei и сухожилиями m. flexor digitorum longus. Общий вес их меньше 1 мг. Эти мускулы приводят 1, 2 и 5-й пальцы, одновременно повышая выпуклость дорсальной поверхности стопы. Очевидно, они могут участвовать в регуляции кривизны дуги когтей при фиксации их к выступам на стенках пещер с различными очертаниями.

M. m. interossei (таких мускулов 10) начинаются с обеих сторон оснований и вдоль проксимальной трети 1—5-й метатарзальных костей и заканчиваются на боковых поверхностях оснований первых фаланг 1—5-го пальцев. Общий вес мускулов составляет 0,5—0,7% от G. Они укрепляют стопу.

M. abductor ossis metatarsi quinti начинается на проксимальном конце и латеральной поверхности проксимальной половины calcaneus, заканчивается на латеральном выступе основания $Mt_5$.

M. abductor digiti quinti начинается на дистальном конце calcaneus и заканчивается на наружной поверхности основания первой фаланги 5-го пальца. Частично срастается с m. interosseus 5-го пальца.

M. abductor hallucis brevis начинается на наружной поверхности дистального конца os naviculare и заканчивается на медиальной поверхности основания первой фаланги 1-го пальца. Частично срастается с m. interosseus 1-го пальца.

Общий вес абдукторов 1 и 5-го пальцев менее 1 мг. Они отводят 1-й и 5-й пальцы, при этом все пальцы расходятся веерообразно. Следствием отведения пальцев является увеличение площади стопы.

M. depressor ossis stiloformis начинается вдоль дистальных 3/4 латеральной поверхности шпоры и заканчивается вдоль наружной поверхности $Mt_5$. Мышца развита хорошо, вес ее составляет 1,1—1,3% от G. Она тянет шпору каудально, натягивая каудальный край уропатагиума.

## ЛИТЕРАТУРА

Schaffer J. Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Bau der Zehen bei Fledermäusen und einigen kletternden Säugetieren. — Z. W. Zool., 1905, Bd 83, S. 231—284.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
12.II 1975 г.

M. F. Kovtun

## COMPARATIVE MORPHOLOGY OF TIBIA AND FOOT MUCSLES IN HORSESHOE BATS

Summary

Results are presented of studies in musculature of the pelvic limb free region in horseshoe bats from the USSR fauna. Muscles topography is described, percentage weight of each muscle relative to the total weight of all muscles influencing the pelvic limb is given. Comparative analysis of these indices in the studied species is presented.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR